Über latente Krankheitsphasen nach Uromyces-Infektion bei Euphorbia Cyparissias.

Von

G. Tischler.

Mit 6 Figuren im Text.

In einer früheren Arbeit (11) haben wir gezeigt, daß es durch Veränderung der Außenbedingungen möglich ist, einzelne Sprosse von *Euphorbia Cyparissias*, die bereits vom Mycel des *Uromyces Pisi* durchzogen waren, äußerlich »gesunden« zu lassen. Wir konnten das allmähliche Zurückweichen der Pilzhyphen von den Zellen des wachsenden Vegetationspunktes verfolgen und konstatierten, daß die neuangelegten Blätter auf irgendeine Weise »unangreifbar« geworden waren. Ferner beobachteten wir, wie die von den infizierten Achsen jetzt austreibenden Achselknospen mycelfrei blieben und demnach gegen den Schluß der Vegetationsperiode eine derartig erkrankte Wolfsmilchpflanze kaum von einer gesunden zu unterscheiden war.

Demgegenüber ist es eine altbekannte Tatsache, daß die nach einer Ruheperiode auswachsenden Winterknospen mit den typischen pilzdeformierten Blättern aussprossen. Das Mycel muß sich in der Zwischenzeit in irgendeiner Weise so »erholt« haben, daß es nun wieder sämtliche Neuanlagen der Vegetationspunkte erfolgreich infizieren kann.

Um eventuell zu einem Verständnis dieser sonderbaren Differenz im Verhalten des Pilzes und der Wirtspflanze gelangen zu können, versuchte ich zunächst auch die Winterknospen der *Euphorbia* in einen Zustand zu versetzen, in dem sämtliche Blätter vom Pilz geschont werden. Das gelang unerwartet leicht dadurch, daß ich die *Euphorbia* dauernd vegetativ tätig sein ließ. *Euphorbia Cyparissias* braucht nämlich keine besondere Winterruhe; durch Abschneiden der Sprosse habe ich jederzeit die Knospen, die normal erst im Frühjahr austreiben, bereits im Herbst zum Auswachsen gebracht. Die Behandlung nahm ich im Warmhause des Heidelberger botanischen Instituts vor.

So schnitt ich auch von zwei Stöcken, die im Sommer vorher stark pilzinfizierte Zweige gehabt hatten und die dann, wie wir das seinerzeit schilderten, äußerlich gesund gemacht waren, am 27 Oktober 1911 sämtliche ausgetriebenen Sprosse ab. Die am Erdboden befindlichen Winterknospen wuchsen unmittelbar aus — aber kein einziger von allen Trieben zeigte während der Gesamtentwicklung auch nur ein krankes Blatt. Unser Bild (Fig. 1) wurde von der einen am 26. Januar 1912 aufgenommen. Wir sehen da eine stattliche Staude, an der gegen die Norm nur der Habitus etwas verändert ist. Das Verbringen unter die feucht-warmen



Fig. 1. *Euphorbia Cyparissias* ursprünglich pilzinfiziert. Sprosse durch vorzeitiges Austreiben der Winterknospen äußerlich pilzfrei geworden. (26. Jan. 1912.) (2/3 nat. Gr.)

Bedingungen unseres Gewächshauses mit seinem ungenügenden Licht hatte die Pflanze insoweit verändert, als die Zweige sich nicht von selbst aufrecht erhalten konnten. Sie mußten an einem Stäbchen aufgebunden werden.

Wenn ich nun im Januar sämtliche oberirdischen Triebe wieder fortschnitt und die wenigen Winterknospen, die sich jetzt über der Erdober-

fläche befanden, dadurch zum Weiterwachsen brachte, so entsprach offenbar dieser Versuch ganz unseren früher geschilderten, in denen wir im Januar bereits typische, pilzdeformierte Sprosse und Blätter erhielten, was die Jahreszeit anlangt. Der einzige Unterschied war der, daß damals die *Euphorbia* inzwischen »geruht« hatte, jetzt dagegen dauernd vegetativ tätig gewesen war. Durch diese erneute Amputation wurden die beiden Pflanzen natürlich sehr geschwächt, aber eine Kontrolle am 2. März zeigte, daß jedes der beiden Versuchsexemplare noch zwei schöne und völlig pilz-



Fig. 2. *Euphorbia Cyparissias.* Die gleiche Pflanze photographiert am 29. Aug. 1912 ($^2/_9$ nat. Gr.).

freie Sprosse getrieben hatte. Das eine dieser Individuen wurde anfangs April zur mikroskopischen Untersuchung seiner Vegetationspunkte abgetötet, das andere kräftigere weiter wachsen gelassen. Ich brachte es inzwischen unter völlig normale Außenbedingungen. Aber den ganzen Sommer über zeigte keine der zahlreichen austreibenden Knospen, die sich während der

Vegetationsperiode 1912 anlegten, äußerlich auch nur eine Spur des Uromyces. In Fig. 2 sehen wir das nämliche Individuum nach einer Photographie am 29. August (verkleinert auf $^2/_9$ nat. Gr.). Jeder wird sich dabei überzeugen können, daß die Pflanze völlig gesund aussieht.

Bei meiner Übersiedlung nach Braunschweig, Anfang Oktober, wurden meine Kulturen in den hiesigen botanischen Garten übergeführt. Die oberirdischen Sprosse starben während des Transports ab, die an der Basis befindlichen Winterknospen blieben dagegen ganz intakt. Jetzt stellte ich



Fig. 3. *Euphorbia Cyparissias.* Die gleiche Pflanze wie in Fig. 1 u. 2, photographiert am 7. Febr. 1913. An allen Sprossen besitzen die obersten Blätter massenhaft Rostpusteln. ($^2/_3$ nat. Gr.)

das »experimentum crucis« an, um zu sehen, ob evtl. die Pflanze inzwischen tatsächlich ganz gesundet war oder nur durch das fortwährende Wachstum der *Euphorbia* der Pilz zurückgehalten wurde. Ich ließ die *Euphorbia* also vom Oktober bis zum Januar im »kalten Kasten« ihre Winterruhe durchmachen. Bei dem milden Winter war diese nicht einmal eine absolute, denn bei der Besichtigung im Januar hatte eine ganze Anzahl Blätter bereits ausgetrieben. Diese waren äußerlich wieder ganz pilzfrei.

Das Bild veränderte sich nun sehr bald total, als ich die Pflanze am

21. Januar ins Warmhaus stellte. Im ganzen trieben über 50 Sprosse aus, die Pflanze mußte sich also ganz außerordentlich gekräftigt haben — und außerdem blieb noch eine größere Zahl von Knospen unentwickelt. An den ersten Tagen wurden nur normale Blätter gebildet, am 27. Januar schon zeigte der größte Teil der Sprosse die obersten Blätter leicht gelblich und verdickt, am 28. Januar waren bei etwa der Hälfte die typischen Pykniden-pusteln ausgetrieben, denen in den nächsten Tagen der Rest folgte. Nicht ein einziger aller dieser Sprosse blieb rostfrei! Am 7. Februar photographierte ich die *Euphorbia* wieder: in Fig. 3 können wir den Rostigkeitsgrad zu dieser Zeit erkennen. Die sämtlichen an der Spitze eines jeden Sprosses stehenden Laubblätter sind »typisch« pilzdeformiert und tragen auf ihrer Unterseite zahlreiche Pusteln. Fast interessanter aber sind noch die nächstunteren Blätter. In wechselnder Zahl bei den verschiedenen Trieben waren sie nur teilweise äußerlich verändert, dabei kaum in der Form, und nur stellenweise in der Dicke, wobei der infizierte Teil durch die etwas schwielige Anschwellung und die sehr blasse Farbe von dem übrigen Teil des Blattes abstach. Bei näherem Zusehen zeigten sich auch nur hier die Pyknidenpusteln. Besonders gern befanden sich diese Schwielen an den Seiten der Blätter, durchaus nicht immer lückenlos von dem Blattgrunde ausgehend.

Aus der Existenz dieser Blätter folgt jedenfalls, daß zwischen einer völligen Unangreifbarkeit der Blätter und ihrer typischen Deformation in Dicke und Form sich Zwischenstadien befinden müssen. Cytologisch konnte nachträglich die Ontogenese dieser Blätter nicht mehr kontrolliert werden. Nach meinen sonstigen Erfahrungen ist es mir wahrscheinlich, daß ein Teil eines jeden Blattes, meist an der Spitze, schon in seiner Differenzierung zu weit vorgeschritten war, als daß der Pilz durch Haustorienentsendung die Zellen wieder formativ verändern konnte. Wir müssen uns ja daran erinnern, daß die Winterknospen in diesem Herbst und in der ersten Hälfte des Winters wegen der abnormen Wärme bereits auszutreiben begonnen hatten, also für sie die Ruhe keine völlige war. Die längliche Form der Blätter wurde dabei schon determiniert, ihre Verdickung dagegen konnte noch nachträglich beeinflußt werden! —

Unser jetzt so eingehend beschriebenes Exemplar der *Euphorbia* war also die ganze Zeit vom Frühling 1911 bis zum Januar 1913 »latent« krank gewesen, es hatte in dieser Zeit viele Knospen und Triebe gebildet, war genau so gewachsen wie ein ganz gesundes und doch hatte es einen Krankheitskeim in sich getragen, der bei der ersten günstigen Gelegenheit zum Ausbruch kam.

Eine Neuinfektion war ausgeschlossen. Teleutosporen von *Uromyces* waren sicher in der ganzen Zwischenzeit nicht zu der Pflanze herangekommen, und wir werden gleich bei der Besprechung unserer mikroskopischen Funde sehen, daß in der Tat stets in der Zwischenzeit Pilzmycel vorhanden gewesen war.

Das Nichtaustreiben des Mycels bei Aufhebung der Ruheperiode konnte ein »Zufall« sein und keine allgemeine Bedeutung haben. Ich setzte daher in etwas weiterem Umfange bereits am 9. März 1912 neue Versuche an. Von dem gleichen Standort wie im Vorjahr sammelte ich eine größere Anzahl total rostkranker Euphorbien mit ihren Rhizomen und pflanzte sie in Töpfe. Berücksichtigt wurden nur solche Exemplare, die nahezu in allen oberen Trieben äußerlich rostinfiziert waren. Die Töpfe wurden dann ins Warmhaus gesetzt und alle Pflanzen gesundeten so wie das früher ge-



Fig. 4. *Euphorbia Cyparissias.* Ein anderes 1912 eingepflanztes rostkrankes und äußerlich gesundetes Exemplar, photogr. am 29. Aug. 1912. ($^2/_9$ nat. Gr.)

schildert ist. Eine kleinere Zahl schwächerer Exemplare vertrug die Versetzung nicht und starb ab. Am 8. Mai brachte ich darauf acht Individuen aus dem Warmhause ins Freie. Hier wuchsen alle zu stattlichen Stauden heran und — da die Gesundung besonders frühzeitig erfolgt war — konnte man hier in kurzem bei kaum einer einzigen irgendwelche Spuren der eben »überwundenen« Krankheit sehen. Durch das Austreiben zahl-

reicher Achselknospen bekamen die Pflanzen auch bald ein buschiges Aussehen. Als ein Beispiel für die Gesamtheit sei auf Fig. 4 verwiesen.

Die mir noch verbliebenen 7 anderen »gesundeten« Euphorbien ließ ich den ganzen Sommer über im Warmhaus, hielt sie somit unter möglichst gleichmäßigen Außenbedingungen wie am Anfange, nur wurden sie in eine etwas kühlere Abteilung unseres Hauses übertragen. Die Pflanzen befanden sich da aber nicht sehr wohl, sie litten auch leider etwas durch Schneckenfraß und zwei der Exemplare gingen im Laufe der Vegetationsperiode ein. Die 5 restierenden Individuen brachte ich nun Anfang Oktober 1912 in das Warmhaus des botanischen Gartens zu Braunschweig. Die oberirdischen Sprosse starben sämtlich ab, alle Winterknospen trieben aus und genau wie wir es erwarteten, erwiesen sich alle Sprosse äußerlich pilzfrei. Im ganzen waren es gegen 50, wohl eine genügende Zahl, um jeden Zufall auszuschließen. Dagegen machten die acht vorhin erwähnten, Sommer 1912 im Freien gehaltenen Pflanzen wieder eine Winterruhe im »kalten Kasten« vom Oktober bis zum 21. Januar durch, kamen dann ins Warmhaus und wurden sämtlich rostig. Das erste Auftreten der Pusteln war schon am 24. Januar zu bemerken. Am 28. waren alle bis auf eine rostig und auch dieses letzte Exemplar folgte nach einigen Tagen. Weit über hundert Triebe zählte ich im ganzen, da alle Pflanzen recht kräftig geworden waren.

Die gleiche Erscheinung wie vorhin fiel auch hier auf, daß immer erst eine größere oder geringere Zahl von Blättern ganz rostfrei geblieben war. Ja in einem Falle war erst das 40. Blatt rostig geworden. Es hing das wieder damit zusammen, daß die Winterknospen auch hier während ihrer »Ruhezeit« ein wenig ausgetrieben und jedenfalls jedesmal einige Blätter zu einer Zeit gebildet hatten, in der der Pilz noch nicht die Kraft besaß, sie zu infizieren. In Fig. 5 können wir das gleiche Individuum der *Euphorbia* sehen, das auch in Fig. 4 photographiert war. Die obersten ganz pilzdeformierten Blätter heben sich ziemlich scharf von den anderen ab.

Das Ergebnis unserer Versuche ist also ganz eindeutig. Wir haben in der Tat ein Mittel gefunden, um die Krankheit »latent« zu halten und eine sichtbare Pilzeinwirkung auf die Euphorbien für beliebig gewünschte Zeit auszuschließen. Eine Erklärung freilich besitzen wir zunächst noch nicht dafür, und sie ist, wie wir unten sehen werden, auch wohl erst von der Zukunft zu erhoffen.

In der Literatur ist ein solch planmäßiges Experimentieren mit bestimmten Pflanzen für länger als eine Vegetationsperiode meines Wissens noch nicht beschrieben.

Für die Ustilagineen liegen aber manche Anhaltspunkte vor, aus denen hervorgeht, daß hier prinzipiell das gleiche gelten wird. So erwähnt, um nur ein charakteristisches Beispiel zu zitieren, Brefeld (1. S. 86) für

die perennierenden Brandpilze: »Fast bei allen waren die Triebe im ersten Jahr nach der Verpflanzung oder wenigstens die ersten Triebe des ersten Jahres pilzfrei, so daß man hätte glauben sollen, die Brandpilze seien verschwunden. Die Triebe des zweiten Jahres ... waren dagegen meist sehr stark bis ausnahmslos befallen, ebenso in den späteren Jahren. Nur in den Fällen, wo die ersten Austriebe im günstigen warmen Frühjahre sehr schnell und üppig wuchsen, erschienen diese wieder ohne Brand, um aber nachträglich wiederum brandigen Trieben Platz zu machen, und dasselbe geschah bei einer abermaligen Umpflanzung der Versuchspflanzen, — ein Wechsel der Erscheinungen, der leicht verständlich wird, wenn wir erwägen,



Fig. 5. *Euphorbia Cyparissias.* Die gleiche Pflanze wie in Fig. 4, photographiert am 7. Febr. 1913. Inzwischen auch äußerlich krank geworden. ($^2/_3$ nat. Gr.)

wie leicht die Triebe durch zu sehr geförderte Entwicklung den Pilzkeimen entwachsen und diese dann von den Stellen ihrer alleinigen wirksamen Entwicklung ausschließen können.« — Bei dieser von Brefeld geschilderten Sachlage geht aber vorläufig noch nicht hervor, ob der Experimentator hier es gleichfalls in der Hand hat, nach Belieben auch länger als eine Saison den Pilz »latent« bleiben zu lassen, wie wir das eben für *Euphorbia* und *Uromyces* auseinandersetzten. Jedenfalls können aber die äußeren Verhältnisse auch zuweilen in der Natur so sein, wie bei uns im Warmhause,

daß der Pilz ständig an der normalen bis zur Sporenreife gehenden Entwicklung gehindert wird. Wenn dann auch ein ungenügendes Wachsen der vegetativen Hyphen zusammen mit einem starken Wachstum der nicht mehr infizierten Teile der Wirtspflanze und einem Absterben der infizierten Hand in Hand ginge, so müßte eventuell die infizierte Pflanze total gesunden können. Außer einigen nicht sehr beweiskräftigen Angaben von Hennings (4), die wir in unserer früheren Arbeit zitierten, liegen da neuerdings recht bemerkenswerte Daten von Brefeld (2) vor, die sich aber wieder ausschließlich auf Ustilagineen beziehen. Absolut exakt sind sie allerdings auch noch nicht, da eine genaue mikroskopische Kontrolle der fraglichen Teile nicht vorgenommen wurde. Brefeld berichtet (S. 66), daß *Rumex Acetosa* (infiziert von *Ustilago Kühneana*), *Viola odorata* (infiziert von *Urocystis Violae*[1])), *Anemone nemorosa* (infiziert von *Urocystis Ranunculi*), *Carex vesicaria* (infiziert von *Anthracoidea subinclusa*) und einige andere in einigen Jahren ganz brandfrei werden können. Andere Spezies blieben dagegen dauernd krank, so *Helleborus viridis* (infiziert von *Urocystis Ranunculi*), *Melandryum album* (infiziert von *Ustilago antherarum*), *Primula officinalis* (infiziert von *Urocystis Primulae*). Bei sehr langsam wachsenden Nährpflanzen ist eben die Fortdauer des Pilzes nahezu gesichert, während schnell austreibende Wirtspflanzen unter Umständen dauernd dem Mycel entwachsen können.

Es soll aber nicht verkannt werden, daß sich die Ustilagineen, welche Brefeld studierte, auch prinzipiell von unserem *Uromyces Pisi* unterscheiden. So wird erwähnt, daß jene in den Knoten der Gramineen (z. B. von *Sorghum saccharatum*) lebendig blieben, während in den Internodien nur Reste in Form von Haustorien sich erhalten und diese Hyphen aus den Knoten nun jederzeit zur Aktivität gebracht werden können. Man braucht nach Brefeld nur die infizierte Pflanze zu beschneiden und sie hierdurch (2, S. 61) »zur Anlage von extraaxillären Sprossen« zu veranlassen. Denn in diese dringen die Mycelien sofort ein, »und ganz so, als ob sie am Keimling eingedrungen wären«, machen sie jetzt die sekundären Triebe brandig.

Darin verhält sich *Uromyces* anders; denn wir dürfen hervorheben, daß in die Achselknospen, die sich in reicher Fülle bei *Euphorbia* ausbilden können, das Mycel nicht mehr so eintritt, daß äußerlich jemals etwas an den Sprossen zu sehen wäre. Ja wir können sogar bestimmt behaupten, daß die von uns mit dem Mikrotom geschnittenen Vegetationspunkte dieser Knospen auch innerlich pilzfrei geworden waren. Damit kommen wir zu der Frage, ob diese feine Distinktion, die wir eben vornahmen, überhaupt berechtigt ist, oder ob nicht vielmehr immer, wenn

[1]) Über diese Pflanze weiß schon Hennings anzugeben, daß ein Gesundungsprozeß an bestimmt markierten Pflanzen erfolgen kann. Brefeld ist diese Angabe wohl entgangen.

die Blätter keine Pilzdeformation aufweisen, auch der Vegetationspunkt und der Stamm ohne den Parasiten sind. Dies letztere nahm ich zunächst als selbstverständlich an, bis das Mikroskop mir meinen Irrtum zeigte. Erst im Februar 1913 kam ich nämlich dazu, die Vegetationspunkte der scheinbar »gesundeten« Sprosse mit dem Mikrotom in Schnittserien zu zerlegen. Das Resultat sei gleich vorweggenommen: ich habe überhaupt keinen Sproß angetroffen, der nicht im Inneren Mycel gehabt hätte. So habe ich z. B. die sämtlichen Vegetationspunkte der Sprosse, welche wir in Fig. 1 abgebildet sehen, geschnitten und in allen in bestimmter Entfernung von den rein meristematischen Zellen Pilzmycel gefunden. Es war aber nirgends weiter als bis in die 6. oder 7. Periklinalreihe gedrungen. Damit waren die jüngsten Blattanlagen selbst dem Pilz entrückt und bei ihrer Bildung konnte die formative Wirkung des Mycels nicht mitsprechen. Das Eigentümliche bei *Uromyces Pisi* ist nun das, daß ein nachträgliches Eindringen in die Blätter, wie es z. B. für *Puccinia Menthae* oder *Albugo candida* angegeben wird (s. Literatur Tischler 11 S. 18), hier aus irgendeinem Grunde nicht möglich erscheint, denn die mikroskopische Kontrolle zeigte mir in allen Blättern totale Pilzfreiheit.

Die vorzeitige Sistierung der »Winterruhe« bei *Uromyces* hatte somit nicht ein Wachsen des Mycels überhaupt unmöglich gemacht, im Gegenteil, es fiel mir mehrfach auf, wie kräftig es im *Euphorbia*-Sproß wucherte und seine Haustorien in die älteren Zellen entsandte, aber es hatte aus irgendeinem Grunde nicht die Kraft gehabt, bis in die jungen Blattanlagen vorzudringen. Der Sproß war dem Pilz hier »entwachsen«.

Längsschnitte durch ältere Stengelpartien zeigten mir das von früher bekannte insofern, als die intercellular wachsenden Pilzmycelien meist verschwunden und nur noch die Haustorienknäuel übrig geblieben waren. Aber diese Präparate waren mir doch noch besonders wichtig, weil sie mir die Totalinfektion der oberirdischen Sprosse auch hier bewiesen, die — in ihren sichtbaren Wirkungen — latent geblieben war.

Von vornherein schienen mir zwei Möglichkeiten vorhanden zu sein, die sich zur Erklärung heranziehen ließen. Erstens war der Fall denkbar, daß der Pilz von dem Rhizom aus, in dem er ja den Krankheitskeim »überwintern« soll, nicht rechtzeitig in die jungen Winterknospen eindringt und so die eigentlich embryonale Region hier gegen die Regel frei von Mycel bleibt, auch frei von rein intercellularen Hyphen. Oder zweitens war zu erwägen, ob das Wachstum der beiden »Symbionten« in den vorzeitig ausgetriebenen *Euphorbia*-Knospen ein unharmonisches wird. Die erstere Alternative war durch das Mikroskop leicht auszuschließen, denn es zeigte sich, daß selbst schon im September, also geraume Zeit vor der normalen Winterruhe, auch weiter vom Infektionsherde entfernte Winterknospen nicht nur total pilzinfiziert sein konnten, sondern auch der Pilz bis zwischen die äußersten Periklinen vorging. Im übrigen waren gerade die Knospen

während des Sommers von besonderem Interesse. Ich untersuchte an einem Individuum, das nur völlig rostkranke Sprosse an einem Ende des Rhizoms hatte austreiben lassen, sowohl die, welche hier an der Basis der alten Triebe neugebildet als auch solche, die in weiter Entfernung von diesem »Infektionszentrum« gewachsen waren. Die *Euphorbia* war in der üblichen Weise durch meine Behandlung äußerlich gesundet und hatte nur ihren latenten Krankheitskeim in sich behalten. Während dieser Zeit hatte sie kräftig assimiliert und den Sommer über mehr als 100 Knospen am Rhizom entstehen lassen. Es ergaben sich bis jetzt noch keine ganz eindeutigen Beziehungen zwischen dem Ort der Knospenanlage und ihrer Infektion. Jedenfalls darf ich mit Bestimmtheit behaupten, daß von den weit entfernten Knospen ein größerer Teil am 20. September noch durchaus mycelfrei war. Hätte ich die *Euphorbia* normal zu Anfang des nächsten Jahres ausgetrieben, so wären aber alle, oder doch fast alle Triebe rostig geworden. Daraus scheint mir die Folgerung unabweislich, daß während der scheinbaren Ruheperiode von Pilz und *Euphorbia* die Krankeit weiter fortschreitet, das Mycel sich also im Rhizom immer weiter verbreitet und neue Knospen infiziert. Die an der Basis der Sprosse angelegten Winterknospen waren zur gleichen Zeit sämtlich — und zwar meist außerordentlich reich — von Pilzmycel infiziert. An diesen konnte ich auch die Hyphen ins Rhizom zurück verfolgen und so den Weg, den sie in diesem nehmen, weiter feststellen. In unserer ersten Abhandlung über *Euphorbia* und *Uromyces* haben wir (11, S. 51) ausgeführt, daß wir das intercellular verlaufende Mycel im Rhizom nicht aufdecken konnten und nur Haustorienreste antrafen. Jetzt habe ich nun diese Lücke ausfüllen können. Es ergab sich dabei, daß der Pilz nicht nur nahe und in den Gefäßbündeln, und zwar den parenchymatisch gebliebenen Holzfaserzellen, wie wir das seinerzeit angaben, wuchert, sondern ebenso sich zwischen den Parenchymzellen des Markes findet. Oft genug sah ich hier in die zum großen Teil mit Stärke vollgestopften Rhizomzellen die Haustorien dringen. Das zugehörige intercellulare Mycel sah desto »normaler« aus, je mehr man sich der Basis der Winterknospe näherte. Aber selbst in weiterer Entfernung von diesen findet man hier und da gesund aussehende Hyphen und diese müssen es sein, die die Krankheit auch in entferntere Teile des Rhizoms übertragen. Der Pilz benutzt die »Ruheperiode« der *Euphorbia*, um weiter vorzudringen. Eine »Erholung« oder Ruhe irgendwelcher Art für den Parasiten scheint demnach hier im Rhizom nicht zu bestehen.

Damit bleibt wohl nur unsere zweite Alternative übrig. Zu Beginn des Austreibens kann in den Winterknospen der Pilz »überall« zwischen den Zellen vordringen, dagegen »entwächst« bei den vorzeitig ausgetriebenen Turionen die *Euphorbia* dem Pilz bezüglich ihrer eigentlichen meristematischen Zellen. Das interessanteste Problem beginnt hier also erst: Wie

kommt dieser Unterschied gegen die Norm zustande? Eine Lösung kann ich noch nicht geben, aber sie wird sich vielleicht in der Richtung der Gedankengänge Nolls (9, S. 415) bewegen müssen. Ob freilich sämtliche zum genügenden Weiterwachstum des Pilzes nötigen Nährstoffe von den Zellen des Vegetationspunktes verbraucht werden, scheint mir fraglich, denn warum ist das nicht immer der Fall? Warum bleiben bei den zu normaler Zeit austreibenden Knospen jedesmal genügend Nährstoffe für den Pilz übrig?

Wenn wir unser Problem richtig klassifizieren, so rührt dies an das allgemeine Problem: Wie kann, vorausgesetzt, daß überhaupt das Substrat in chemischer Hinsicht es gestattet, eine Pflanze in einer anderen parasitisch wachsen? Der Pilz vermag bei unserem Beispiel ja seinen sonst immer vorhandenen Parasitismus zwischen den meristematischen Zellen des Vegetationspunktes der *Euphorbia* nicht mehr fortzusetzen. Da denken wir wohl zuerst an die Erfahrungen Mac Dougals und Cannons (5, 6), wonach nur ein Individuum, dessen Zellen höheren osmotischen Druck haben als ein anderes, auf letzterem parasitieren kann. Wir lesen (6, S. 247): »The ruling factor was in all cases the osmotic ratio between the sap of the two plants; one plant may not become parasitic upon another except by the aid of a superior osmotic pressure which withdraws solutions from the tissues of the enforced host.« Bei einer Verschiebung der »seasonal cycles« (5, S. 58) ist es also möglich, daß eine nicht harmonische Regulierung des osmotischen Druckes in den beiden Symbionten erfolgt.

Wenigstens hätten wir da doch eine Arbeitshypothese, die an die von den Phanerogamen her untersuchten Fälle von Parasitismus anknüpft. Eine genaue Entscheidung wird bei den dünnen und im Leben nicht immer leicht auffindbaren Hyphen des *Uromyces* sicher schwierig sein. Auch wären noch entsprechende Studien anzustellen, um herauszubekommen, ob die Kräfte, welche die meristematischen Zellen der wachsenden Vegetationspunkte bei *Euphorbia* auseinanderzuschieben nötig sind, wie dies ja der Pilz sonst vermag, das ganze Jahr über sich gleich bleiben.

Zum Schluß sei auf eine interessante Beobachtung hingewiesen, die ich in vorigem Jahre an einigen infizierten Euphorbien machen konnte, welche trotz des Pilzes noch Inflorescenzen ausbildeten. Durch Versetzen ins Warmhaus hatte ich die betreffenden Sprosse äußerlich gesunden lassen und der Vegetationspunkt hatte bereits einige Blätter gebildet, in die der Pilz nicht mehr eindringen konnte. Nun wurde der Blütenstand angelegt, und da vermochten die Hyphen wieder bis zwischen die äußersten Periklinen vorzugehen und die von hier aus ihren Ursprung nehmenden Blattgebilde auch formativ zu verändern. Man möchte versucht sein, hier eher an eine Erniedrigung des osmotischen Druckes in den Zellen der Wirtspflanze als an eine Erhöhung in denen des Parasiten zu denken.



Fig. 6a.



Fig. 6b.

Euphorbia Cyparissias; pilzbefallen und dann äußerlich teilweise gesundet mit durch den Pilz »verbildeten« Inflorescenzen. (3/2 nat. Gr.)

Fig. 6a und b zeigen uns nun des weiteren, wie sonderbar die *Euphorbia*-Cyathien hier aussehen. Einmal sind die großen gelben Hüllblätter ganz oder fast ganz unterdrückt, ferner ist die Cyathienhülle nicht mehr untereinander verwachsen, wie das normal der Fall ist, sondern sie besteht aus getrennten Blättern (Fig. 6a) oder fehlt ganz (Fig. 6b) und es ist nur ein einziges Cyathium entwickelt. Ferner sind die männlichen Blüten, die sonst an der Achse 1. Ordnung allein ausgebildet zu sein pflegen, ganz verändert, die Staubblätter eigentümlich laubblattartig verbildet. Und nur die weibliche Blüte hat sich hier annähernd normal ausgestaltet, wenn auch der Fruchtknoten auf kurzem geraden Stiel sitzt. Normale Samenanlagen fehlen aber und eine Parthenokarpie war trotz Vorhandenseins der Hyphen nicht möglich. Die Fruchtknoten verfärbten sich bald und fielen dann ab.

Diese formativen Wirkungen sind im übrigen nicht neu. Magnin (7) sagt schon ganz allgemein, daß der Pilz eine »castration parasitaire« ausübe, wobei sich »l'action abortive du parasite... principalement sur l'organe mâle« bezöge. Molliard (8) macht darauf genauer für *Uromyces prominens* und *U. scutellatus* auf die Geschlechtsverschiebung aufmerksam, die auch wir für *U. Pisi* beobachteten, und schildert die Umbildung der Staubblätter ausführlicher (S. 123). Und schließlich beschreibt Ruth Stämpfli (10, S. 248) einen Fall, der offenbar dem von uns beobachteten zur Seite zu stellen ist: »Ein anderer häufiger Fall ist der, daß zwei große Hüllblätter ausgebildet sind. Dann erheben sich auf einem Stiel fünf Hüllblättchen, zwei größere und verkümmerte, und daraus ragt eine weibliche Blüte hervor, aber ohne Hülle; am Grunde sind einige ganz verkümmerte männliche Blüten.«

Im einzelnen mögen da die formativen Beeinflussungen differieren: Ein kausales Verständnis des Einzelfalles haben wir ja noch nicht. Und wir dürfen allein daran festhalten, daß die Umbildungen nur durch die unmittelbare Nähe des Pilzes hervorgerufen werden können. Ich glaubte anfangs, hier einen Fall realisiert zu sehen, wo der Pilz nur durch »Fernwirkungen« irgendwelcher Art die Veränderung der Inflorescenz hervorrufen konnte, bis mich das Mikroskop von dem Vorhandensein zahlreicher Hyphen, ja selbst winziger Pykniden an den »Staubblättern« bezw. ihren Ersatzbildungen überzeugte. Der Unterschied gegenüber gewissen tierischen Gallenerregern mit ihrer Weiterleitung des Reizes über die unmittelbare Infektionsstelle hinaus, auf den wir früher (11, S. 2) aufmerksam machten, und den auch Diels (3, S. 215, 216) neuerdings besonders hervorhebt, besteht also — wenigstens für die Beeinflussung der Vegetationspunkte — nach wie vor zu Recht.

Résumé.

1. Bei Ausschließung der Winterruhe für *Euphorbia Cyparissias* ist es möglich, den in den Winterknospen enthaltenen *Uromyces Pisi* an jeder formativen Wirkung auf die gebildeten Blätter und Sprosse der Wirtspflanze zu verhindern. Die Krankheit bleibt in derartigen Individuen »latent«, kann aber bei Einschaltung der normalen Ruheperiode sofort zum Wiederausbrechen gebracht werden.
2. In den »latent kranken« *Euphorbia*-Pflanzen vermag aus irgendeinem uns unbekannten Grunde das Pilzmycel niemals mehr zwischen die eigentlichen meristematischen Zellen des Vegetationspunktes zu dringen, obwohl es sonst zwischen den mit Vakuolen versehenen Zellen des Sproßendes in Menge vorhanden sein kann und in diese auch typische Haustorien entsendet.
3. Als Arbeitshypothese wird im Anschluß an Mac Dougals Versuche die Vermutung ausgesprochen, daß Schwankungen im osmotischen Druck bei den Zellen der beiden Symbionten dies abnorme Verhalten des Pilzes erklären könnten.
4. Auch wenn äußerlich ein Sproß schon so weit gesundet erschien, daß der Pilz nicht mehr bis zu den vom Vegetationspunkt gebildeten Laubblättern vordringen konnte, wurden die erst später angelegten Blattorgane der Inflorescenz infiziert und in charakteristischer Weise deformiert.

Braunschweig, Botanisches Institut der Technischen Hochschule,
den 26. Februar 1913.

Zitierte Literatur.

1. Brefeld, O., Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. Fortsetzung der Schimmel- und Hefenpilze. XI. Heft. Die Brandpilze II. Die Brandkrankheiten des Getreides, S. 1—98, 5 Taf. Münster 1895.
2. —— Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. XV. Bd. Die Brandpilze und die Brandkrankheiten V. mit anschließenden Untersuchungen der niederen und der höheren Pilze, 151 S., 7 Taf. Münster 1912.
3. Diels, L., Der Formbildungsprozeß bei der Blütencecidie von *Lonicera*, Untergatt. *Periclymenum*. »Flora« Bd. 105, S. 184—223, Taf. VII—VIII, 26 Fig. 1913.
4. Hennings, P., Einige Beobachtungen über das Gesunden pilzkranker Pflanzen bei veränderten Kulturbedingungen. Zeitschr. für Pflanzenkrankh. Bd. 13, S. 41—45. 1903.
5. Mac Dougal, D. T., u. W. A. Cannon, The conditions of parasitism in plants. Washington, Carnegie Institut. publ. no. 129, 60 pp., 10 pl., 2 Fig. 1910.
6. Mac Dougal, D. T., An attempted analysis of parasitism. Bot. Gaz. vol. 52, p. 249—260, 6 Fig. 1911.

7. Magnin, A., Sur la castration androgène du *Muscari comosum* Mill. par l'*Ustilago Vaillantii* Tul., et quelques phénomènes remarquables accompagnant la castration parasitaire des *Euphorbes*. C. R. Ac. Sc. Paris t. 110, p. 1149—1152. 1890.
8. Molliard, M., Recherches sur les Cécidies florales. Ann. d. scienc. natur. 8 sér. Botan. t. 1, p. 67—245. pl. 3—14. 1895.
9. Noll, F., Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biol. Centralbl. Bd. 23, S. 281—297, 321—337, 401—427. 1903.
10. Stämpfli, Frl. R., Untersuchungen über die Deformationen, welche bei einigen Pflanzen durch Uredineen hervorgerufen werden. Hedwigia Bd. 49, S. 230—267, 27 Fig. 1910.
11. Tischler, G., Untersuchungen über die Beeinflussung der *Euphorbia Cyparissias* durch *Uromyces Pisi*. »Flora« Bd. 104, S. 1—64, 26 Fig. 1911.